Beobachtungen zum Verhalten arthropleoner Collembolen

(Apterygota)

Von

H. R. SIMON

Mit 6 Abbildungen im Text

Eingegangen am 25. August 1960

Einleitung

Beobachtungen zum Verhalten von Collembolen liegen in größerer Zahl vor, besonders umfassend sind die Angaben von STREBEL (1927, 1932), HANDSCHIN (1926) und MAYER (1957).

Im allgemeinen stehen Symphypleonen bei diesen Untersuchungen an erster Stelle, Arthropeonen werden oft nur am Rande erwähnt. Dies dürfte zum größten Teil methodisch bedingt sein, da die meist trägen Symphypleonen wesentlich leichter, und damit exakter, zu beobachten sind als die flinken Arthropleonen.

Die Auswahl der in dieser Arbeit behandelten Arten erfolgte nach ökologischen Gesichtspunkten, da Ökologie und Morphologie der Collembolen eng verbunden sind und damit in unmittelbarer Beziehung zum Verhalten der Art stehen. Diese Relationen konnte bereits MAYER (1957) für das Fortpflanzungsverhalten festlegen, ähnliches war auch für andere Verhaltensweisen der Collembolen zu vermuten.

Es war also zunächst eine Verhaltensform zu finden, die, wie das Fortpflanzungsverhalten, bei allen Arten auftritt, gut zu beobachten ist und in ihrem Ablauf klassifizierbare Merkmale aufweist. Besonders geeignet zu diesem Zweck erschienen die Putzbewegungen, die die genannten Forderungen weitgehend erfüllen. Andere Verhaltensweisen wurden außerdem noch ergänzend berücksichtigt. In Zuchten wurden folgende Arten gehalten und beobachtet:

Tabelle 1

Art	Haupt-Biotop	Morpholog. Besonderh.
Podura aquatica L.	auf stehenden Gewässern	Mucrones verbreitert
Onychiurus (*O.*) spec.	in Erde	blind, pigmentlos, ohne Furca
Orchesella quinquefasciata B.	unter Steinen	pigmentiert, große Furca
Cyphoderus albinus NIC.	in Ameisennestern	blind, pigmentlos, mit Furca
Tomocerus minor (LUBB.)	unter Rinde	pigmentiert, große Furca

(Nach Aufsammlungen in der Umgebung von Frankfurt/Main.)

Die Beobachtungen erfolgten mit einem Binokular (Typ Greenough) bei meist 60facher Vergrößerung, die Bestimmung wurde mikroskopisch nach GISIN (1960) vorgenommen.

Auch an dieser Stelle möchte ich den Herren Prof. Dr. SEDLAG (Dresden) und Dr. STREBEL (Zweibrücken) für ihre Hinweise meinen besten Dank sagen.

Bemerkungen zu den beobachteten Arten

Podura aquatica L.: Nach PACLT (1956) zur f. *typica* gehörend: gräulich-indigo Pigment auf den Extremitäten abwesend, diese gelblich grau. GISIN (1960) unterscheidet keine Formen. Sehr zahlreich auf einem mit Lemna minor bestandenen Waldtümpel bei Neu-Isenburg.

Onychiurus (O.) spec.: Nach GISIN (1944) zur *armatus*-Gruppe gehörig, Artdiagnose in der Arbeit. Sehr starke Population unter einem Kanaldeckel in dort aufgehäufter Erde.

Orchesella quinquefasciata (BOURLET): Zahlreich in Gesellschaft mit *O. cincta* L.

Cyphoderus albinus NICOLET: Murco mit kräftigem Doppelhaken, Keulenhaar am Tibiotarsus $^1/_2$mal so lang wie Klaue. Als Synöke beobachtet bei *Lasius niger*, *Lasius niger alienus*, *Lasius flavus* und *Formica* (*Serviformica*) *gagates* (Neu-Isenburg und M. Seemen Oberh.) Bei allen Ameisenarten findet *C.* keinerlei Beachtung, als Nahrungsobjekt wird er nicht in Betracht gezogen. Außerdem erscheint seine große Flinkheit als hinreichender Schutz, oft kann man beobachten, daß *C.* bis zum Bruchteil eines mm einer Ameise nahekommt, dann plötzlich ruckartig die Richtung um 90° bis 180° ändert und in der neuen Richtung weiterläuft.

Abb. 1: *Tomocerus minor*, Klaue 3 mit Keulenhaar (Spürhaar).

Tomocerus minor (LUBBOCK): Bei dieser Population (in weißfaulem, nassem Erlenholz, Neu-Isenburg) alle adulten Exemplare mit 5 oder 6 Innenzähnen an Klaue 3. Tibiotarsales Spürhaar etwa $^3/_4$ der Klauenlänge. Formel der Dentaldornen: $2-\underline{3}-\underline{1}-2-\underline{1}$ (unterstrichen = große Dornen).

Putzverhalten

Putzbewegungen sind nach PACLT (1956) in die Gruppe der zusammengesetzten unbedingten Reflexe einzuordnen, wegen des ererbten Ablaufs der Reaktionen auch Automatismen genannt. Im Gegensatz dazu stehen die bedingten Reflexe, die meist durch abiotische Faktoren ausgelöst werden (z. B. Phototaxis, Chemotaxis, Geotaxis).

Über das Putzverhalten von Arthropleonen berichten WILLEM (1925), STREBEL (1927, 1932), HANDSCHIN (1926), SEDLAG (1953) und MAYER (1957).

Die genannten Autoren, außer SEDLAG (1953), der einen besonders interessanten abweichenden Fall aufführt, kommen zu folgenden Hauptergebnissen:

Eine Ausscheidung und Benutzung eines Putztropfens findet nicht statt. Am häufigsten werden Fühler und Tibiotarsen gereinigt.

Einige Arten fahren sich zuweilen mit dem letzten Beinpaar über die Seiten des Abdomens.

Öfters wurde ein Ausstülpen und Belecken das Ventraltubus festgestellt.

Demgegenüber meldet SEDLAG von *Proisotoma minuta*, einem Wasseroberflächenbewohner, die Ausscheidung und Benutzung eines dem Munde entstammenden Sekrettropfens; der Putzvorgang soll wie bei einem Symphypleonen verlaufen.

Ähnliches zeigten eigene Beobachtungen nun auch bei *Podura aquatica* L. Die spezielle Putzstellung, die fast immer eingenommen wird, ist die Seitenlage. Dadurch sind die drei Beine der „obenliegenden" Seite vollkommen frei und können ungehindert ihre Funktion als Putzorgane erfüllen.

Der aus dem Mund ausgetretene Putztropfen wird vom 1. Bein ergriffen und zum 2. und 3. Bein weitergereicht. Der Sekrettropfen haftet dabei an der Klaue, ob durch eine klebrige Oberflächenstruktur oder durch reine Adhäsion, war nicht zu ermitteln. Nachdem er vom 2. und 3. Bein ergriffen wurde, wird der zu reinigende Fühler ventralwärts abgebogen, die Beine (o. auch nur ein Bein) bringen den Tropfen zum Fühler, wo er nun regelrecht die einzelnen Glieder entlanggerollt wird (s. Abb.). Nach diesem Vorgang wird der Sekrettropfen wieder zum Mund gebracht und von diesem aufgenommen. Dieser Reinigungsvorgang kann bei einem Fühler bis zu 3mal wiederholt werden. Das Tier richtet sich danach durch Einkrümmen der den Boden berührenden Beine wieder auf und läuft weiter.

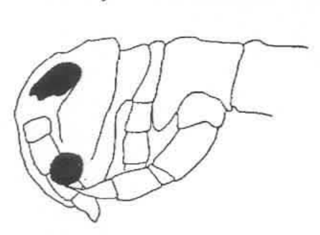


Abb. 2: *Podura aquatica*, Putzen in Seitenlage.

Mit dieser Art der Reinigung, das normale Belecken der Fühler beobachtet man nur sehr selten (bei ca. 800 untersuchten Tieren), wäre also eine direkte Verbindung zum Putzverhalten der symphypleonen Collembolen hergestellt.

Bei einem Arthropleonen der Wasseroberfläche ist damit der Nachweis eines Putztropfens erbracht, weitere Untersuchungen werden zu ermitteln haben, ob dies allen anderen aquatilen Arten auch zukommt, oder nur eine Einzelerscheinung darstellt. Eine Zuordnung von *Proisotoma* in diesen Verhaltenskreis bleibt fraglich, da SEDLAG diese Gattung auf Grund seines Materials nicht sicher ansprechen konnte.

Eine weitere Putzart der Fühler, das direkte Reinigen durch die Mundwerkzeuge, konnte besonders gut bei *Orchesella quinquefasciata* beobachtet werden. Der Ablauf des Putzens läßt sich hier in drei deutlich getrennte Phasen zerlegen:

1. Ruckartiges Hochwerfen des Kopfes, aktives Abbeugen des zu reinigenden Fühlers, also ohne Mithilfe eines Beines.
2. Festlegen des Fühlers auf dem Substrat, gegen seitliche Lageveränderungen wird die Klaue des linken bzw. rechten Vorderbeines gegen den Fühler gedrückt.
3. Beginn der Putzhandlung, Durchziehen der Fühlerglieder, wobei die Bewegung des Mundkegels deutlich festzustellen ist.

Während der Putzhandlung, die bei einem Fühler bis zu 4mal wiederholt werden kann, schiebt sich der gesamte Körper des Tieres durch Lageveränderung des Femur zurück, während der Fühler nach vorne geschoben wird. Dadurch entsteht ein recht charakteristisches trapezförmiges Gebilde, das von den Fühlergliedern und dem Kopf begrenzt wird.

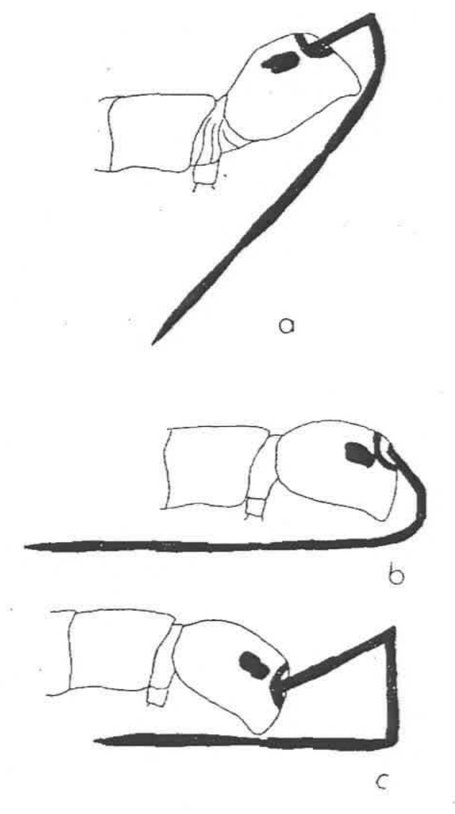


Abb. 3: *Orchesella quinquefasciata*, Putzphasen. a) Phase I, b) Phase II, c) Phase III.

Eine ähnliche Reinigung der Fühler zeigt auch *Cyphoderus albinus*, doch berührt hier die Antenne niemals in ganzer Ausdehnung das Substrat.

Eine weitere Putzart findet sich schließlich bei *Entomobrya corticalis* und *Onychiurus* spec. Hierbei werden die Fühler aktiv abgebeugt (*Onychiurus* kann dabei auch Seitenlage einnehmen) und durch das weit vorgestreckte Labrum beleckt. Die Oberlippe von *Entomobrya* wurde in einigen Fällen so stark vorgestreckt, daß nahezu Kugelform erreicht wurde.

In allen beobachteten Fällen und bei allen Arten wurden am häufigsten die Fühler, dann die Tarsen und, durch Belecken, der Ventraltubus, gereinigt, nur bei *Cyphoderus* konnte öfters ein Abbürsten der Abdominalseiten mit dem letzten Beinpaar beobachtet werden.

Als Ergebnis dieser Beobachtungen läßt sich folgendes vorläufiges System der Putzhandlungen aufstellen:

1. Gruppe: Putztropfen erscheint, Putzhandlung wie bei Symphypleonen (*Podura*)
2. Gruppe: Labrum vorgestreckt, Belecken (*Onychiurus*, *Entomobrya*)
3. Gruppe: Mundkegel vorgestreckt, Kauen (*Orchesella*).

Untersuchungen an weiteren Arten müssen auch hier zeigen, ob eventuelle Zusammenhänge bestehen zwischen systematischen Kategorien und dem Putzverhalten der zugehörigen Formen, wobei auch evtl. phylogenetische Gesichtspunkte zu berücksichtigen wären.

Der biologische „Wert" der Reinigung, die immer spontan, also ohne auslösende Reize, erfolgt, wäre vielleicht in der Funktionserhaltung wichtiger Sinnesorgane zu sehen. Bekanntlich sind die Antennen die wichtigsten Orientierungsorgane der Collembolen und auch den tibiotarsalen Tasthaaren dürfte erhebliche Bedeutung zukommen. Bei diesen speziellen Reinigungsweisen wäre nun durchaus anzunehmen, daß die zu reinigenden Organe mit einer feinen elastischen Oberflächenhaut überzogen werden, da bei allen Putzformen immer Sekrete, wenn auch in äußerst geringen Mengen, zur Anwendung kommen.

Eine Zusammenfassung über die mutmaßliche Entstehung dieser Putzsekrete bringt PACLT (1956).

Andere Verhaltensweisen

Podura aquatica L.: Sowohl im Zuchtglas als auch im Freien kann man bei *Podura* größere Fraß- und Häutungsgesellschaften beobachten. Meist sitzen hunderte von Tieren auf halbüberfluteten Gräsern, treibenden Ästen oder Wasserpflanzen (Lemna). In einem Zuchtglas konnte einmal 2 Tage lang eine Ansammlung von ca. 50 Individuen beobachtet werden, die ein Oval bildeten und alle irgendeinen Berührungspunkt mit dem benachbarten Tier suchten. Entfernte sich eine *Podura* aus dem Kreis, rückten sofort die nächstsitzenden Tiere nach, so daß der Berührungskontakt wieder hergestellt war. Auch Freilandbeobachtungen zeigten ähnliches, hier ist es jedoch schwieriger, evtl. Veränderungen dieser „taktilen Gemeinschaften" festzustellen (vgl. STREBEL, 1932, p. 137).

Die Sprünge lassen sich bei *Podura* recht gut verfolgen, wenn die Tiere einige Zeit niedrigen Lufttemperaturen ausgesetzt waren, wodurch die Bewegungen zeitlupenhaft verlangsamt werden. Vor dem Sprung werden die Fühler aufgerichtet und an den Kopf angelegt, der ganze Körper wird dorso-ventral gekrümmt. Die Sprungweite kann bis zu 10 cm betragen, im allgemeinen ist sie jedoch kürzer (2—5 cm). Bemerkenswert bei *Podura* bleibt noch das Aufkommen auf das Substrat nach dem Sprung, das meist in Seitenlage, seltener in Rückenlage, erfolgt. Erst hier (in Seiten-

o. Rückenlage) wird die Furca zurückgeklappt, also nicht wie HANDSCHIN (1926) angibt, während des Sprunges. Als Auslöser wirken abiotische Faktoren: helle Beleuchtung oder Beschattung.

Normalerweise ist *Podura* positiv phototaktisch. Um eine Dunkel-Adaption festzustellen, wurden 50 Tiere 7 Tage in einem schwarzlackierten Behälter bei völliger Dunkelheit gehalten. Kontrollen ergaben, daß alle Tiere inaktiv auf der Wasseroberfläche lagen, weder gehende noch springende Tiere konnten festgestellt werden.

Nach 2 Minuten Belichtung (diffuses Tageslicht) geraten die Tiere in normale Aktivität. — Darauf wurde 13 Tage lang an einer Seitenwand des Gefäßes ein schmaler Farbstreifen entfernt, der Tageslicht einfallen ließ. Die Tiere sammelten sich in der Nähe dieses Lichtstreifens, nur vereinzelte waren an vollkommen dunklen Stellen anzutreffen. Bei Belichtung mit einer 40 W Birne setzten vermehrte Sprünge ein. Als positiv phototaktische Art zeigt *Podura* bei starker Belichtung also auch ein Schreckspringen ähnlich dem von *Tomocerus*.

Verschiedene Autoren (vergl. Freilandbeobachtungen von HESSE (1927)) weisen auf die hohe Kälteresistenz von *Podura* hin. Tiere, die einem Kälteschock ausgesetzt wurden (von $+18°$C auf Eis von $-6°$C) zeigten folgendes Verhalten:

Tabelle 2

Kälteresistenz von *Podura aquatica* L.

Gesamtzahl	springend	kriechend	in Starre
160	32	113	15
100%	20%	70%	9%

Dauer: je 60 Minuten

Kontrollversuche mit *Orchesella*, *Onychiurus* und *Tomocerus* zeigten, daß diese sofort in Kältestarre fielen, somit also anfälliger gegen Minustemperaturen sind.

Die Häutung verläuft bei *Podura* wie STREBEL (1932) angibt, besonders hervorzuheben bleibt nur der Beginn der Häutung. Das Platzen der Haut an Thorax und Abdomen wird eingeleitet durch nickende Kopfbewegungen. Dabei werden die Fühler beim Heben des Kopfes gespreizt, beim Senken jedoch aneinandergelegt, so daß ein dauerndes Ausdehnen und Zusammenziehen der Haut erreicht wird. Die Dauer der Häutung beträgt maximal 25 Min., minimal 5 Min. Sofort danach ist die Furca wieder voll funktionsfähig. (Protokoll vom 25. 3. 60: Nach dem Abstreifen der Haut sitzt ein Tier auf der Exuvie, wird von einem 2. Tier berührt und springt sofort weg.)

Onychiurus spec.: Bereits HANDSCHIN (1926) weist darauf hin, daß bei *O. armatus* Reflexbluten im Zusammenhang mit Thanatose auftritt. Thanatose tritt ein bei veränderter Umgebung (trocknem Untergrund) und bei Berührungsreizen. Das Tier krümmt sich zusammen (s. Abb.) und rollt dadurch oft in eine enge Bodenspalte, so daß es bereits auf diese Art dem Gesichtskreis eines Räubers (Pseudoskorpion, Staphylinide) entzogen wird. In dieser Stellung erfolgt meist auch der Austritt der Hämolymphe aus den Pseudocellen; MAYER (1957) fand den Austritt jedoch auch bei vollkommen gestreckten Tieren. Mit einer feinen Insektennadel lassen sich diese Tropfen leicht entfernen, so daß ihre Wirkung auf andere Tiere geprüft werden kann.

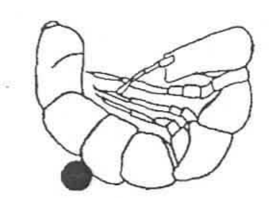


Abb. 4: *Onychiurus*, Thanatose, Hämolymphe als dunkler Tropfen erkennbar.

Nähert man anderen Collembolen den Tropfen auf 3 mm, biegen diese sofort die Antennen zurück und ändern die Laufrichtung um 60°—180°. Eine gleiche abschreckende Wirkung ist auch bei *Lithobius* zu beobachten. Nach einem Hungerstadium von 10 Tagen wurden *Lithobius* 2 *Onychiurus* angeboten. Ein Tier berührte 2 Beinpaare eines *Lithobius* und wurde daraufhin sofort ergriffen, 10 sec umhergetragen, dann jedoch wieder fallen gelassen. Zwischen den Kieferfüßen zeigte sich eine klebrige Flüssigkeit, die durch Beinbewegungen entfernt wurde.

Wenn *Onychiurus* bei der Thanatose auf den Rücken zu liegen kommt, erfolgt eine Krümmung des Körpers nach oben, nur das letzte Abdominalsegment und der Kopf berühren noch die Unterlage. Dadurch wird eine stark labile Lage herbeigeführt, die leicht zu Seitenkippung führt. Diese Kippung versucht das Tier durch beständige heftige Beinbewegungen herbeizuführen. In der Seitenlage greifen dann die dem Boden am nächsten kommenden Beine nach dem Untergrund und ziehen, wenn sie Halt gefunden haben, das Tier in die Normalstellung zurück.

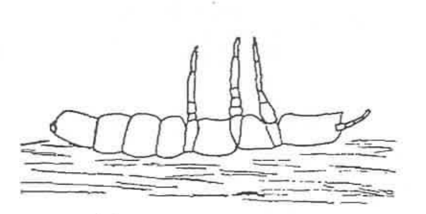


Abb. 5: *Onychiurus*, Schreckstellung in Rückenlage, Vorstufe zum Umdrehen.

Cyphoderus albinus NIC.: Wie bereits erwähnt, ist diese Art als speziell myrmekophil anzusehen, ihre Orientierung scheint hauptsächlich chemotaktisch zu erfolgen. Durch folgende Beobachtung wird dies bestätigt: Zwei Exemplare von *Lasius* wurden 90 Min. in 90%igen Alkohol, dann 30 Min. in fließendem und 30 Min. in stehendem Wasser aufbewahrt. Sie waren danach vollkommen geruchlos geworden, wurden von *Cyphoderus* nicht beachtet, überklettert oder umgangen. Bei zerstampften *Lasius* zeigte *C. albinus* ein anderes Verhalten: Die Ameisenreste wurden nie überklettert, meist erfolgte kurz vorher eine deutliche Richtungsänderung. Kontrollversuche brachten stets gleiche Ergebnisse.

Tomocerus minor LUBB.: Besonders auffällig bei der Gattung *Tomocerus* ist die Schreckreaktion, die sich in einer spiraligen Einrollung der Fühler zeigt. Auslöser sind hier Hindernisse, grelles Licht, besonders aber Erschütterungen. Diese Schreckstellung kann zum Sprung weiterführen, sie kann aber auch bei Nachlassen des Reizes sofort wieder eingestellt werden.

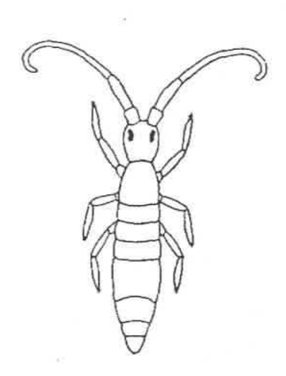


Abb. 6: *Tomocerus minor*, Schreckstellung der Fühler.

Zusammenfassung

Es werden ethologische Beobachtungen an arthropleonen Collembolen mitgeteilt, wobei besonders das Putzverhalten berücksichtigt wird. Hier zeigt sich, daß auch Arthropleonen (*Podura*) Putztropfen benutzen. Durch vergleichende Untersuchungen der Putzhandlungen kann ein vorläufiges System der Putzformen aufgestellt werden.

Podura aquatica besitzt eine extrem hohe Kälteresistenz.

Onychiurus spec. scheidet regelmäßig Hämolymphe aus, die auf andere Collembolen und auf *Lithobius* als Schreckstoff wirkt.

Cyphoderus albinus orientiert sich überwiegend chemotaktisch.

Tomocerus minor zeigt eine typische Schreckstellung, die auch bei anderen Vertretern der Gattung zu beobachten ist.

Nachtrag

Ähnliche Putzformen wie die für *Podura* geschilderten konnte STREBEL (briefl. Mitt.) bei *Podura aquatica*, *Folsomia candida* und *Isotomurus palustris* beobachten. Die beiden letzten Arten kommen nur in solchen Biotopen vor, die dauernd tropfbares Wasser aufweisen. (*Folsomia candida*: in gärenden organischen Stoffen, sowie in Höhlen. *Isotomurus palustris:* hygrophil, oft am offenen Wasser, auf Tümpeln und Mooren.)

Allen Arten würde demnach in etwa der gleiche Haupt-Biotop gemeinsam sein, so daß man die Erzeugung und Benutzung eines Putzsekretes bei Arthropleonen als ökologisch bedingt auffassen könnte.

Auch an dieser Stelle sei Herrn Dr. STREBEL (Zweibrücken) für seine Hinweise nochmals bestens gedankt.

Literatur

GISIN, H. (1944): Hilfstabellen zum Bestimmen der holarktischen Collembolen. Verh. naturf. Ges. Basel, **55**: 1—130.

Ders. (1960): Collembolenfauna Europas, Genf, 1—301.

HANDSCHIN, E. (1926): Collembola-Springschwänze, in Schulze: Biologie der Tiere Deutschlands, **25**: 7—56.

HESSE, E. (1927): Entomologische Miscellen. Z. wiss. Ins. Biologie, **22**: 19—30.

MAYER, H. (1957): Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. Zool. Jb. (Syst.) **85**: 501—589.

PACLT, J. (1956): Biologie der primär flügellosen Insekten. Jena, 1—258.

SEDLAG, U. (1953): Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen, Wiss. Z. MARTIN LUTHER Univ. Halle, **1**: 93—127.

STREBEL, O. (1927): Biologische Studien an einheimischen Collembolen. I. Über Putzbewegungen, Z. wiss. Ins. Biologie, **22**: 256—260.

Ders. (1932): Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. Z. Morphol. Ökol. Tiere, **25**: 31—153.

Anschrift des Verfassers:
HANS REINER SIMON
Neu-Isenburg
Mainstr. 14.